Die Morphologie

der

Cabombeen und Nymphaeaceen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

bei der

hohen philosophischen Facultät der Universität München

(II. Section)

eingereicht von

Marian Raciborski

aus Brzostowa (Polen).

Sonderabdruck aus „Flora oder allg. Bot. Zeitung“ 1894, Heft 3.

München

Druck von Val. Höfling, Kapellenstrasse Nr. 3.

1894.

Die Morphologie

der

Cabombeen und Nymphaeaceen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

bei der

hohen philosophischen Facultät der Universität München

(II. Section)

eingereicht von

Marian Raciborski

aus Brzostowa (Polen).

Sonderabdruck aus „Flora oder allg. Bot. Zeitung“ 1894, Heft 3.

München

Druck von Val. Höfling, Kapellenstrasse Nr. 3.

1894.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546007_0147

Die gewöhnlich zu einer Familie zusammengeworfenen Cabombeae, Nymphaeaceae und Nelumboneae sind sehr ungleichmässig bekannt. Während die Morphologie von Nelumbo verhältnissmässig am genauesten bekannt ist und die Nymphaeaceen eine sehr umfangreiche, wenn auch zersplitterte Litteratur besitzen, wissen wir über den Bau der Cabombeen sehr wenig.

In der vorliegenden Abhandlung habe ich versucht, die Morphologie der Sprosse und Blüthen der Cabombeen und Nymphaeaceen auf Grund der Entwickelungsgeschichte darzustellen. Die Nelumboneen habe ich ganz weggelassen, da sie einerseits nur sehr wenig mit den beiden mich beschäftigenden Familien verwandt sind und auch mein Untersuchungsmaterial — auf N. speciosum beschränkt — nicht reich genug war. Dagegen konnte ich bei den Cabombeen und Nymphaeaceen nicht nur die reichen Schätze des Münchener botanischen Gartens benutzen, sondern auch das Alkoholmaterial, welches Prof. Goebel auf seinen Tropenreisen gesammelt hat.

Die Arbeit wurde in dem hiesigen pflanzenphysiologischen Institut durchgeführt, und ich benutze diese Gelegenheit, um dem Director desselben, Prof. Dr. K. Goebel, nicht nur für die mir zur Verfügung gestellten Pflanzen und Materialien, sondern besonders auch für das Interesse, das er meinen Arbeiten entgegenbrachte, und für seine tagtäglichen Rathschläge und Anregungen herzlichst zu danken.

München, 26. Februar 1894.

I. Cabomba.

Von den fünf bekannten Cabombaarten, die sämmtlich Bewohner Amerikas sind, konnte ich nur Cabomba aquatica Aubl. eingehender untersuchen. Prof. Goebel übergab mir zu diesem Zwecke sein in Britisch-Guiana gesammeltes Alkoholmaterial, ausserdem habe ich viele lebende Pflanzen des botanischen Gartens in München untersucht. Die vier anderen Arten der Cabomba, von welchen C. Piauhiensis Gardr. und C. caroliniana A. Gray mir in Herbarexemplaren zur Verfügung standen, unterscheiden sich nur sehr unbedeutend von der C. aquatica (das wichtigste Unterscheidungsmerkmal liefert die Farbe der Kelch- und Kronenblätter, welche bei C. aquatica gelb, bei C. caroliniana weiss, bei C. Piauhiensis und C. Warmingii Casp. röthlich-violett sind) und scheinen, soweit man nach dem dürftigen Herbarmaterial zu beurtheilen vermag, in ihrem morphologischen und anatomischen Baue sich eng an die C. aquatica anzuschliessen.

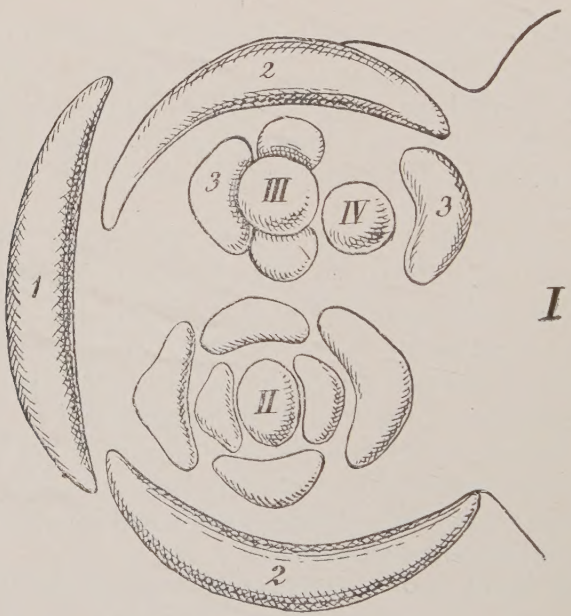

Fig. 1. Vegetationsspitze eines Rhizoms der Cabomba aquatica.

Ueber den morphologischen Bau der Cabomba wissen wir sehr wenig, und manche von diesen spärlichen Angaben sind nicht richtig. Wie Goebel (I, p. 308) berichtet hat, besitzt Cabomba „einen aufrechten Wurzelstock, von welchem zahlreiche dünne Wurzeln ent-

springen; dicht gedrängt an diesem Wurzelstock stehen auch die fluthenden, oft beträchtliche Länge erreichende Stämme.“ An dem Rhizom sitzen gegenüberständig ganz kleine, lanzettliche, am Rande etwas eingeschnittene Niederblätter. Die fluthenden Sprosse entstehen scheinbar in den Achseln dieser Niederblätter, die Untersuchung der Vorgänge an der Vegetationsspitze zeigt jedoch, dass das Rhizom sympodial gebaut ist. Die Art des Entstehens des sympodial gebauten Rhizoms demonstriert die Figur 1.

Der erste fluthende Spross (I) besitzt zwei gegenüberstehende Niederblätter (von denen in der Figur nur eines gezeichnet ist), in der Achsel eines Niederblattes entwickelt sich rasch ein Achselspross (II), mit den ersten Niederblättern (2, 2), in der Achsel von b_{II} hat ein dritter fluthender Spross ein Paar von Niederblättern (3, 3) und noch höher die Anlagen dreier Laubblattquirle angelegt. Zwischen dem Spross III und seinem Niederblatt 3 hat ein Flächenwachsthum stattgefunden, so dass die Niederblattanlage zur Seite geschoben wird, um einem neuen Sprossprimordium (IV) Platz zu machen.

Die ersten Internodien der fluthenden Sprosse wachsen sehr wenig in die Länge und bilden auf die beschriebene Weise das mit Niederblättern bedeckte Rhizom, dagegen verlängern sich die späteren Internodien sehr bedeutend und bilden normale untergetauchte Blätter.

Die meisten der zu diesem Zwecke untersuchten Rhizome zeigten den beschriebenen schraubelartigen Bau, in einem Falle zeigte jedoch die Vegetationsspitze eine wickelartige Verkettung der einzelnen Glieder.

Die untergetauchten Sprosse tragen zuerst decussirte, tief eingeschnittene untergetauchte Blätter. In der Achsel eines Blattes des Quirles ist immer ein Seitenspross angelegt, der an kräftig wachsenden Pflanzen sich rasch entwickelt.

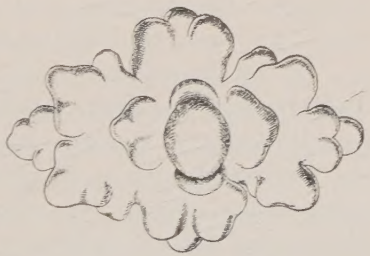

Fig. 2. Die Vegetationsspitze eines nicht blühenden, fluthenden Sprosses der Cabomba aquatica.

Beobachtet man die Seitensprosse an längeren Sprossen, so ist häufig zu bemerken, dass dieselben immer an dieselbe Seite (d. i. immer rechts oder links) fallen. Solche Sprosse könnte man bei oberflächlicher Betrachtung für sympodial, speciell schraubelartig gebaute betrachten, doch zeigt die Untersuchung der Vegetationsspitze (Fig. 2), dass in den Achseln der jüngsten Blätter noch keine Achselknospen angelegt

sind, dass die fluthenden Sprosse monopodial sind. Dieselbe Figur zeigt die ersten Entwickelungsstadien der untergetauchten Blätter. Die primären Blattabschnitte entstehen basipetal, die secundären wieder basipetal. Die Lacinien entstehen nicht genau in einer Ebene, aber bald auf der oberen, bald auf der unteren Seitenkante des Blattprimordiums.

Die ausgewachsenen, untergetauchten Blätter sind drei- bis siebenmal fingerartig eingeschnitten, die Abschnitte theilen sich gewöhnlich fiederartig (manchmal unregelmässig) in immer dünnere, ganz schmale Lacinien. In den polygonalen Epidermzellen sind Chlorophyllkörner mit kleinen Stärkekörnern zu sehen. Unter der Spitze der Lacinien auf der Unterseite, manchmal auch auf der Oberseite, finden sich vereinzelte (1—3) Wasserspalten, zwischen den Parenchymzellen verlängerte Exkretschläuche.

Nachdem die fluthenden Sprosse eine an verschiedenen Sprossen verschiedene Anzahl von untergetauchten Blättern gebildet haben, bilden sie endlich Blüthen, und die spiralig gestellten, schwimmenden schildförmigen Blätter, wobei die Gestalt der Vegetationsspitze sich total verändert. Schon an der Höhe des obersten untergetauchten Blattquirles entsteht häufig eine Blüthe, oder wenigstens eine Blüthenknospe, die vielfach abortirt. Diese Blüthe entsteht an der Höhe der Insertion des Blattquirles, aber nicht in der Achsel eines Blattes, wo später eine Achselknospe ausgebildet wird, sondern seitlich, als extraaxillärer Spross. Höher kommen nur Schwimmblätter zur Ausbildung mit den seitlich von ihrer Basis an dem Hauptspross inserirten Blüthen. Die Angaben der Autoren, z. B. Baillon, Caspary, Eichler, dass die Blüthen axillar sind, sind nicht richtig.

In der Achsel jedes schwimmenden Blattes ist schon früh eine Axillarknospe angelegt, welche sehr lange ruhend bleiben kann und nur die Anlagen weniger Blattquirle bildet. Nach dem Verblühen und Lostrennen des schwimmenden Sprosses treiben diese Achselknospen aus, indem ihr unterstes Blattpaar zu Niederblättern, die höheren zu fluthenden Blättern werden. Es treten also bei Cabomba, wie bei vielen anderen Wasserpflanzen, in dem Blüthenstande selbst die vegetativen Bereicherungssprosse auf. Seitlich von dieser Achselknospe, auch seitlich von der Insertion des betreffenden Blattes, steht eine trag- und vorblattlose Blüthe.

Ueber diese ungewöhnliche Anschlussweise der Cabombablüthen gibt die Entwicklungsgeschichte des Vegetationspunktes (Fig. 3) folgenden Aufschluss.

Dicht gedrängt entstehen nach einander unter der Vegetationsspitze Blatt und Blüthe in spiraliger Anordnung, so dass ungefähr über dem Blatt 1 die Blüthe 6 zum Vorschein kommt. Von einer Achselstellung der letzten ist auch an der Vegetationsspitze nichts zu sehen; sie entstehen im Verlaufe derselben Spirale wie die Blätter, später aber verlängern sich die über den Blüthen stehenden Internodien sehr bedeutend, während das nächst unter der Blüthe liegende Internodium sich gar nicht streckt, so dass in entwickeltem Zustande je ein Blatt und eine Blüthe auf derselben Höhe des Sprosses stehen, von den benachbarten Paarlingen durch lange Internodien getrennt.

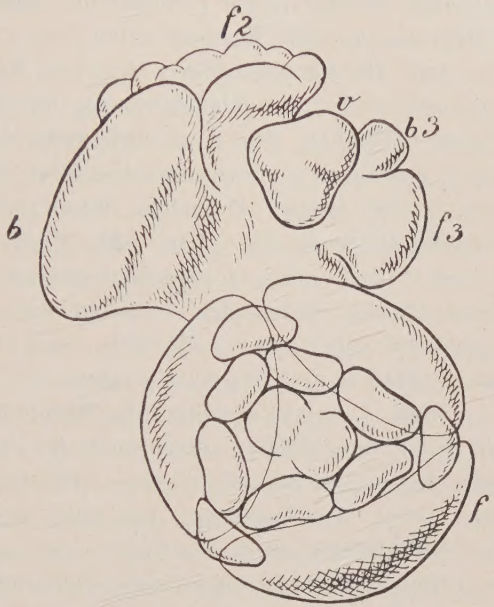

Fig. 3. Die Vegetationsspitze eines schwimmenden, blühenden Sprosses der Cabomba aquatica.

Erst nachdem 2—3 Blüthen und Blätter unter der Sprossspitze angelegt sind, entwickelt sich in der Achsel des nächst tiefer stehenden Blattes eine kleine Achselknospe, von welcher schon oben die Rede war. Aus diesen Achselknospen entwickeln sich anfangs nur die fluthenden Sprosse. Bewurzelt sich ein solcher, so treibt eine Achselknospe des Niederblattes einen Seitenspross von demselben Baue, und auf solche Weise entstehen neue sympodiale Rhizome.

Aus dem Vergleich der Fig. 2 mit 3 ist zu ersehen, dass schon die allerersten Anlagen der fluthenden und schwimmenden Blätter sehr verschieden sind und nichts Gemeinsames haben.

Die Schwimmblätter sind schildförmig, mit einer aus 2 Zelllagen bestehender Pallisadenschicht, sehr zahlreichen Luftspalten auf der Blattoberseite, ohne Wasserspalten auf der Blattunterseite, dagegen mit zahlreichen schleimbildenden, exkretführenden Haaren.

Dass es nicht die grössere Menge von Sauerstoff ist, welche die Bildung der Schwimmblätter hervorruft, beweist eine 6 Monate lang

fortgesetzte Cultur der untergetauchten Sprosse von Cabomba in der Luft. Es bildeten sich immer mehr verkümmerte, kleine, weniger getheilte Blätter, ohne Luftspalten, dagegen mit Chlorophyll in der Epidermis und mit Wasserspalten.

Das Blüthenprimordium ist von dreieckiger Form, die Ecken wachsen zu den Kelchblättern aus, mit welchen alternirend drei viel kleinere Höcker, die Kronenblattprimordien entstehen. Die Orientirung des Kelches zur Sprossachse ist so, dass ein Kelchblatt nach vorne, zwei seitlich fallen. Zwischen den Kronenblättern entstehen je zwei Staubblatthöcker, die gleich die Breite der Kronenblattprimordien erlangen und einen fast geschlossenen Ring bilden. In der Mitte dieses Ringes bilden sich in allen den zahlreichen von mir untersuchten Knospen nur 2 Carpelle, so dass eines vorne, das andere hinten über dem Kronenblatte steht.

Nach Caspary sollen die Staubblätter zwei mit einander und mit den Kronenblättern alternirende Quirle bilden, nach Baillon soll jedes Staubblatt dedoublirt sein. Die Entwickelungsgeschichte lehrt, dass beide Anschauungen unrichtig sind; die allerersten Anlagen der Staubblätter sind schon getrennt, und ich sehe keinen Grund, in diesem Falle ein congenitales Dedoublement anzunehmen.

Am Querschnitt einer jungen Anthere sind in den Antherenfächern nur eine oder zwei Pollenmutterzellen zu sehen. Die Archesporzellen verwandeln sich in den meisten Fällen direct zu den Pollenmutterzellen, nur in manchen tritt nachher noch eine Theilung ein. Um die Pollenmutterzelle sind nach aussen vier Zellschichten vorhanden, d. i. die Epidermis, zwei Schichtzelllagen und die Tapetenzellenlage. Die Tapetenzellen lösen sich sehr früh auf, nachdem vorher in den meisten durch Fragmentation 2 Kerne entstanden sind, die innere Schichtzelllage wird ebenfalls frühzeitig aufgelöst, während die äussere zum Endothecium wird. Die fibrös verdickten Endotheciumzellen sind etwas gestreckt, ihre Kerne lagern auf der inneren Seite, die Verdickungen sind verholzt.

Die Pollenkörner sind von ellipsoidischer Gestalt, mit einer Längsfalte, die Exine hat schwach vorspringende, zahlreiche, parallele, längst verlaufende Verdickungsleisten. Bei einer tieferen Einstellung des Mikroskopes ist noch in einer tieferen Exineschicht eine dichte Körnelung zu sehen.

Die Antherenfächer sind im Archesporstadium an den vier Kanten des Stamen vertheilt. Später wächst das Connectiv auf der inneren Seite etwas stärker in die Breite, so dass die Antherenfächer der

äusseren Kante mehr gegen die Mitte verschoben werden, und die reifen Antheren seitlich extrors sind.

Ueber die Anheftungsweise der Eichen von Cabomba besitzen wir schon die Angaben von Caspary und ausführlichere von Strasburger. In jedes Fruchtblatt treten drei Gefässbündel, ein dorsales, welches bis zur Narbe verläuft und in den von mir untersuchten Fällen keine Anastomosen mit den seitlichen bildet, und zwei Randnerven. Die beiden seitlichen senden ein Aestchen zu den zwei seitlich in der Nähe der dorsalen Seite inserirten Eichen, vereinigen sich höher an der Bauchseite und treten als ein gemeinsames Bündel in das dritte, hoch an der Bauchseite inserirte Ovulum.

Die Entwickelungsgeschichte des Embryosacks zeigt nichts auffallendes. Eine hypodermale Zelle des Nucellarscheitels schneidet zuerst eine, später noch eine andere Zelle nach Aussen. Die unterste dieser drei Zellen wird zum Embryosack, indem sie die oben gebildeten Schichtzellen und noch manche seitliche Zellen verdrängt. Die Epidermzellen theilen sich am Nucellusscheitel in 2—3 Zellreihen, an welche der junge Embryosack unmittelbar anstosst.

Mit den ersten Theilungen der Embryosackmutterzelle wachsen die Integumente nach aussen, von welchen jedes aus nur 2 Zelllagen gebildet wird, bis zum Scheitel des Nucellus hervor. Im Embryosack treten ganz normal die Kerntheilungen, die zur Bildung des aus 2 Synergiden und der Eizelle gebauten Eiapparates, der beiden primären Endospermkerne und der drei Antipodenkerne führen. Der Embryosack verlängert sich dann noch mehr gegen den Scheitel des Nucellus, zerdrückt die ihn bedeckende Epidermzelle und endet unter der engen Mikropyle. Die ganze Ovarhöhle ist mit einer dünnen Schleimhülle ausgekleidet, die sich hoch in den Griffel fortsetzt, aber nicht bis zur Narbe reicht.

In den geöffneten protogynen Blüthen sind die Kelch- und Kronenblätter intensiv gelb gefärbt. In ihren Zellen sind sehr zahlreiche, kleine, Carotin enthaltende Chromatophoren vorhanden (Jod gibt eine grünliche, Salzsäure ebenso, Schwefelsäure tiefblaue Reaction). Die Kronenblätter haben an der Basis zwei mehr verdickte Anhängsel, die intensiv gelb gefärbt sind und in ihren Zellen zahlreiche Oeltröpfchen enthalten. Davon, dass sie als Nectarien thätig sind, konnte ich mich nicht überzeugen; eine Behandlung mit Thymol-Schwefelsäure oder α-Naphtol-Schwefelsäure gab keine deutliche Kohlenhydratreaction. In den Zellen der mit Myriophyllin- (so nenne ich den von mir vor kurzem aus Trichomen der Myriophyllumarten und vieler anderen Wasserpflanzen beschriebenen, leider chemisch unbekannten, dem

Phloroglucin wahrscheinlich verwandten Körper) haltigen, schleimbildenden Haaren bedeckten Fruchtblättern sind zahlreiche (1—8) Oeltröpfchen vorhanden.

Eine befruchtungsfähige Samenknospe zeichnet sich durch die mächtige Entwickelung des Nucellusgewebes aus. Nach der Befruchtung vergrössern sich die Nucelluszellen sehr bedeutend, ihre Kerne wachsen stark, verändern amoebenartig ihre Gestalt, bilden in ihrem Inneren grössere Vacuolen und theilen sich in zahlreichen Zellen direct durch Fragmentation. Dabei scheint in diesen Kernen kein Nucleinzuwachs stattzufinden, das Chromatingerüst ist locker und weitmaschig. In diesen Perispermzellen sammeln sich grosse Mengen von Stärke und Proteïnsubstanzen (Vanillin mit Schwefelsäure gibt eine tiefe Rothfärbung) und durch diese Substanzen werden die Kerne endlich so zerdrückt, dass sie in reifen Samen nur als ein stark tingirbares, kyanophiles Netz ganz dünner zwischen den Stärkekörnern liegender Stränge zu sehen sind.

Die Endospermkerne theilen sich nur wenig, das Endosperm umgibt als dünne Lage den kleinen aus 2 kurzen Cotyledonen einer Plumula und Radicula gebildeten Embryo.

Die reifen Samen werden lange von den Fruchtblättern bedeckt. An der Samenschalenbildung betheiligen sich die beiden Integumente. Die Epidermzellen des äusseren Integumentes wachsen schon vor Befruchtung ein wenig kegelförmig nach aussen, viel stärker erst nach der Befruchtung, ihre radialen Wände krümmen sich bei starkem Flächenwachsthum wellenartig, mit denen der benachbarten Zellen verzahnt, dabei verdickt sich ihre Membran. Die Membran differenzirt sich in 2 Schichten, eine innere, gelbliche, dicke, lammellirte, verholzte, mit zahlreichen dünnen Canälen, die namentlich an der inneren und radialen flachen mächtig entwickelt ist, und in eine äussere farblose, von ganz dünner Cuticula überzogene ungeschichtete äussere Lamelle, die mit Chlorzinkjod eine schwache blaue Reaction gibt, keine Schleimreactionen liefert und an der Spitze der papillenartig ausgezogenen Epidermzellen am mächtigsten entwickelt ist. In diese Celluloseschicht ragen von der verholzten Membran zahlreiche schmale, aber ziemlich lange Zapfen hinein, die immer über einen Tüpfel dieser Membran ihren Ursprung haben.

Die Keimung der Samen ist von G o e b e l beschrieben. Die Cotyledonen bleiben — wie bei allen Nymphaeaceen — in den Samen stecken, die Blätter des ersten Quirles sind lineal, die der folgenden Quirle in Lacinien zerschnitten.

II. Brasenia Schreb.

Brasenia Schreberi, die einzige jetzt lebende Species der Gattung (fossil sind noch andere bekannt), bewohnt alle Welttheile mit Ausnahme Europas. In dem morphologischen Baue zeigt sie sehr viel Uebereinstimmung mit Cabomba, von welcher sie aber durch Mangel der getheilten Blätter, grössere Zahl der Staub- und Fruchtblätter, dorsale Insertion der Eichen scharf geschieden ist.

Ueber den morphologischen Bau der Brasenia besitzen wir einige Angaben von Welwitsch in Caspary (p. 313) und Schrenk. Die Beobachtungen Schrenk's, welcher mehr als ein anderer Gelegenheit hatte, die Pflanze lebend zu untersuchen, stimmen mit den meinigen nicht ganz überein, doch will ich sie hier wiedergeben, da sie die einzige Beschreibung alter Stöcke unserer Pflanze liefern.

„What is described in the manuals as the creeping rootstock, is really a system of runners that proceed from the rhizoma proper. This must be rarely fully developed, for although I repeatedly searched for it carefully, I could find only few specimens. They were only from two to four cm. long and up to one cm. thick, and had very short internodes, so that they appeared covered with the scars caused by the falling off of petioles and stems of former seasons. From the rootstock proper grow the leaves and in their axils the stems. Many of the latter develop into stout runners, creeping on the surface of the ground, with internodes up to 35 cm long and 8 mm thick. At the nodes the runners send out roots, usually in two lateral groups, also leaves, and vertical stems bearing leaves und flowers, besides, branches that develop into runners, forming frequently an extensively ramified system.“

Ich selbst konnte nur jüngere Pflanzen untersuchen, deren Rhizome noch nicht eine so bedeutende Dicke erreicht haben; von Laubblättern konnte ich an denselben nichts bemerken, dagegen aber fand ich ganz kleine schuppenartige farblose, lanzettliche Niederblätter, die stets einem aus dem Rhizom herauswachsenden fluthendem Sprosse gegenüberstehen.

Die Seitenansicht der Vegetationsspitze des Rhizoms zeigt uns, dass zwischen dem Sprosse und dem Niederblatte (n) ein sehr starkes Wachsthum in die Breite stattgefunden hat, und ein flach gewölbter Achselspross von sehr breiter Basis ist schon gebildet, der auf seiner Spitze den Vegetationspunkt mit einer schon ausgebildeten Niederblattanlage (n_1) zeigt. Der fluthende Spross hat in der Achsel seines ersten Laubblattes auch eine Achselknospe gebildet. Da die

das Sympodium bildenden fluthenden Sprosse immer nur nach einer Seite fallen, so resultirt eine Schraubel, ähnlich wie bei Cabomba, wo aber die Niederblätter des Rhizoms gegenüberständig, nicht spiralig angeordnet sind. In keinem Falle habe ich am Rhizom die von Schrenk (p. 29) erwähnten Laubblätter gefunden.

Denselben sympodialen Bau zeigt auch der Verlauf der Leitbündel im Rhizom. Es sind ebenso in den verkürzten Internodien des Rhizoms, als in den verlängerten der fluthenden Sprosse nur zwei Leitbündel vorhanden, die je einen mit einander höher verschmelzenden Ast in die Niederblätter einsenden. Bevor sich die beiden dem Niederblatte zulaufenden Leitbündel vereinigen, entspringt von jedem ein Ast, welcher in den Achselspross, also in Fortsetzungsspross des Sympodiums einläuft.

An den fluthenden Sprossen stehen die Blätter in spiraliger Reihenfolge, durch lange Internodien getrennt. Die ersten Blätter der fluthenden Sprosse sind untergetaucht, ohne Luftöffnungen und Pallisadenparenchym, auch etwas kleiner als die Schwimmblätter, mit welchen sie sonst in der Gestalt wie in der Chlorphyllosigkeit der Epidermzellen übereinstimmen. Auf der Blattunterseite beider Blattgestalten, nahe am Rande unter den letzten bogenartig verlaufenden Leitpündelverbindungen stehen die winzig kleinen Wasserspalten zu kleinen Gruppen vereinigt. Die Schwimmblätter besitzen eine sehr hohe Schicht der oberen Epidermzellen, deren Wände in verticaler Richtung stark gewellt sind, zahlreiche Luftspalten oben, eine Pallisadenschicht die aus 4—6 Zellreihen besteht, Schwammparenchym unten, an der unteren Epidermis die bekannten Schleimhaare.

In den Achseln der fluthenden wie schwimmenden Blätter ist stets eine Achselknospe angelegt, die manchmal zu einem gewöhnlichen Seitenspross auswächst, manchmal aber sich bewurzelt und ein neues sympodiales Rhizom bildet. Der Anschluss der Braseniablüthe ist ebenso wie bei Cabomba extraaxillär, seitlich vom Ansatz der Blätter, aber auf derselben Höhe.

Die Entwickelungsgeschichte zeigt, dass wie bei Cabomba die Blüthe seitlich von dem Blatte angelegt wird (Fig. 4) und auch in keinem genetischen Verhältnisse zu der sehr früh angelegten Achselknospe steht, wobei aber die Entstehung der Blüthen und Blätter auf derselben Spirale nicht so deutlich wie bei Cabomba ist.

Die Entwickelungsgeschichte der Trag- und Vorblattlosen Blüthen habe ich an dem von Prof. Goebel in Tapakooma (Britisch-Guiana 1891) gesammelten Materiale studirt. Ebenso wie bei Cabomba

entstehen zuerst zwei trimere, alternirende Kreise der Kelch- und Kronblätter, wobei ein Kelchblatt vorne, zwei seitlich nach hinten fallen. Weiter an dem in die Breite wachsenden Blüthenboden entstehen zahlreiche Staubblätter, die in mehr ausgewachsenen Knospen zu zwei Reihen angeordnet erscheinen, endlich sechs Fruchtblätter in zwei trimeren, alternirenden Quirlen. In der Litteratur von Asa Gray bis zu Caspary sind zahlreiche Angaben zu finden, dass die Zahl der Kelch- und Kronblätter zuweilen vier ist, die Zahl der Stamina manchmal nur zwölf, die der Carpellen zwischen 4 bis 18 variirt. Ich selbst konnte keine solche Fälle beobachten, doch scheint mir die Ursache nur in der Dürftigkeit meines Materiales zu liegen, da sonst die Pflanzen von Britisch-Guiana mit den nordamerikanischen und den in Gärten cultivirten ganz übereinstimmen.

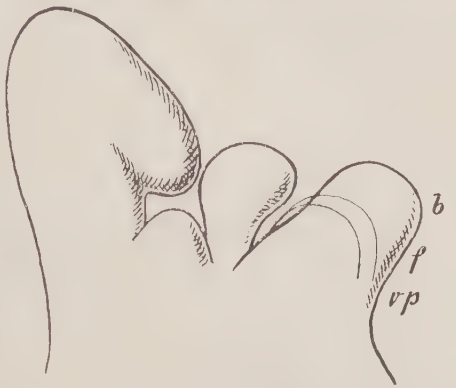

Fig. 4. Die Vegetationsspitze eines blühenden Sprosses der Brasenia.

Weil der Mangel an Material mir nicht erlaubte, die Folge des Auftretens der Staubblattanlagen in allen Stadien untersuchen zu können, so habe ich versucht, dieselbe aus dem Verlaufe der Leitbündel an Serien von Querschnitten zu entziffern. Es scheint mir in hohem Grade wahrscheinlich zu sein, dass bei Brasenia wie bei Cabomba, welche ich zu diesem Zwecke untersucht habe, die Aufeinanderfolge der Leitbündel in der Blüthenregion der Folge der Anlagen der betreffenden Blattprimordien entspreche.

In den Stamminternodien sind zwei Leitbündel vorhanden, die an der Höhe der nodialen Linie zu einem Ringe verschmelzen, von welchem ein Leitbündel zum Blatte, drei in den Blüthenstiel entsandt werden. Diese drei Leitbündel verschmelzen an der Höhe des Blüthenbodens zu einem Ringe, von welchem mehrere alternirende Leitbündelquirle in die Blumenblätter eintreten. Zuerst drei, mit denen des Blüthenstieles alternirende in die Kelchblätter, höher wieder drei mit den vorigen alternirende zu den Kronenblättern, welche sich in den Petalen fiederig verzweigen. Mit den Kelch- und Kronenblätterleitbündel alternirend, treten 6 Leitbündel in die ersten Staubblätter. Bis zu diesem Punkte stimmt die Entwickelung der Braseniablüthe

vollständig mit der der Cobomba überein; nun treten aber bei Brasenia immer neue Staubblattquirle hervor, und zwar in dem gewöhnlichsten Falle, welchen ich auch zum Diagramme der Pflanze benutze, so, dass ein nächster trimerer Kreis zu den drei über den Kronblättern stehenden Staubblättern geht; alternirend mit diesen kommen drei Leitbündel, die sich im weiteren Verlaufe gabeln, zu den sechs über den Kelchblättern stehenden Staubblättern. Mit diesen und denen des vorigen Quirles alterniren die sechs Leitbündel des vierten Staubblattkreises, über denen des dritten entspringen noch die drei des fünften und letzten Staubblattquirles. Die Staubblattanlagen verschieben sich wahrscheinlich durch Wachsthum des Blüthenbodens so, dass in erwachsenen Knospen die drei ersten Kreise zusammen zu einem äusseren (in dem beschriebenen Falle 15gliederigen) Quirle, die der zwei letzten zu dem inneren 9gliederigen Staubblattquirle angeordnet erscheinen.

Mit den letzten Staubblättern alterniren die drei äusseren Fruchtblätter, mit diesen die drei des inneren Carpellkreises.

Die mit Hilfe des Gefässbündelverlaufes reconstruirte Aufeinanderfolge der Staminalkreise habe ich in dem beigegebenen Diagramm, welches einen mit Camera gezeichneten Querschnitt einer Knospe darstellt, mit den Zahlen der Reihenfolge der Bündelkreise angedeutet (Fig. 5).

Fig. 5. Querschnitt einer Blüthenknospe der Brasenia Schreberi.

Die ganz jungen Staubblätter sind am Querschnitt rechteckig, mit einem Leitbündel in der Mitte und einem seichten Einschnitt vorne. An den Kanten bildet sich eine hypodermale Zellreihe auf dieselbe Weise, wie bei Cabomba, zu einer Archesporreihe, indem sie nach aussen zwei Schichtzelllagen und eine Lage der Tapetenzellen abschneidet. Die Tapetenzellen gehen rasch zu Grunde, ohne in die Höhe zu wachsen, ebenso die innere Schichtzelllage, die äussere Schichtzelllage verwandelt sich zu dem fibrösen Endothecium, die Epidermzellen bleiben erhalten und ihre äussere Membran wird mit längsverlaufenden (ähnlich wie z. B. bei manchen Mimoseen), niedrigen Leisten verdickt.

An Längsschnitten gesehen, besteht das Archespor aus nur einer Zellreihe, oder es theilt sich die eine oder andere Zelle, bevor sie

zur Pollenmutterzelle wird. Die Exine der Pollen ist mit parallelen Rippen versehen, die nicht so deutlich wie die der Cabombapollen sind.

Während bei Cabomba die innere Connectivseite etwas stärker wächst, als die äussere und so die Antheren zwar seitlich, aber nach aussen aufspringen, findet ein solcher Unterschied im Wachsthum der Connectivseiten bei Brasenia nicht statt und die reifen Antheren springen seitlich oder ein wenig nach innen auf. Der in systematischen Handbüchern vielfach betonte Unterschied im Aufspringen der Antheren, bei Cabomba extrors, bei Brasenia intrors, ist in Wirklichkeit ein sehr unbedeutender.

Die dorsale Anheftungsweise der Eichen, welche Brasenia nur mit einer Resedaceae: Astrocarpus sesamoides gemein hat, ist schon mehrfach erwähnt worden. Der ausführlichen Beschreibung Strasburger's (p. 57) habe ich nichts hinzuzufügen. Das in die Carpelle eintretende Leitbündel theilt sich entweder gleich in drei Aeste, einen dorsalen und zwei seitliche, oder gibt anfangs nur einen Bauchast ab, welcher etwas höher sich in die beiden Randnerven gabelt. Die beiden Eichen stehen genau an der Dorsallinie und erhalten zu ihrem Leitbündel nicht nur Zweige des dorsalen, sondern auch der Seitenbündel. Die Entwickelungsgeschichte der hängenden anatropen Eichen stimmt genau mit derjenigen bei Cabomba aquatica überein, mit der alleinigen Ausnahme, dass das äussere Integument nicht aus zwei, sondern aus vier bis fünf Zellschichten gebildet wird; ebenso stimmt die Entwickelungsgeschichte des Embryosackes, welcher auch hier aus der untersten der drei in einer Reihe liegenden, aus einer hypodermalen Zelle gebildeten, Zellen entsteht.

Die Carpelle sind ebenso wie die Kelch-, Laubblätter und die Internodien dicht mit Myriophyllin enthaltenden, schleimbildenden Haaren bedeckt, die Ovarhöhle wie bei Cabomba mit einer dünnen, schleimigen Schicht überzogen. Zum Studium der Veränderungen der befruchteten Eichen fehlte mir das Material, das Perisperm der Embryo und Endosperm scheint jedoch, nach den reifen Samen zu urtheilen, sich ganz ähnlich wie bei Cabomba zu bilden. Auch der Bau der Samenschale ist ganz ähnlich, nur sind die Epidermzellen des äusseren Integumentes nur sehr wenig nach aussen ausgezogen, dagegen noch mehr verdickt. Ich will hier diese Verhältnisse nicht näher beschreiben, da in der vor Kurzem erschienenen Abhandlung von Weberbauer dieselben richtig beschrieben und abgebildet sind.

Die Keimung der Braseniasamen hat Caspary beobachtet und zweimal beschrieben. Das erste Blatt des Keimlings ist pfriemen-

förmig, das zweite (nach Angabe in Flora brasiliensis p. 137) langgestielt und herzförmig, die späteren schildförmig. Die Entstehung des Rhizoms einer keimenden Pflanze ist nicht bekannt.

Es bleiben mir noch die von Schrenk (l. c.) beschriebenen Ausläufer zu erwähnen. An den Pflanzen, die ich lebend untersuchen konnte, treten an den dicken, gelben, chlorophylllosen, lange Internodien besitzenden, horizontal am Boden liegenden Ausläufern immer die Rhizome aus den Achseln der schon abgefallenen Blätter. Ebensolche, obwohl jüngere Rhizome, treten auch in den Blattachseln der mit dem primären Rhizom noch zusammenhängenden Sprosse auf. Ich bin der Meinung, dass nach dem Verblühen, wenn die blühenden Sprosse zu Boden sinken, sie sich in den Knoten bewurzeln und secundäre Rhizome aus den Blattachseln austreiben; dann nehmen die langen Internodien die den Ausläufern ähnliche Beschaffenheit an, füllen sich mit schönen, grossen Stärkekörnern, verlieren ihr Chlorophyll und dienen der Pflanze als Reservestoffbehälter, ähnlich wie die Rhizome von Nelumbo. An den 15 lebenden Braseniasprossen, die ich untersucht habe, waren andere Ausläufer nicht vorhanden.

III. Nuphar.

Die Morphologie der gelben Wasserrose ist schon mehrfach Gegenstand eingehender Studien gewesen, von welchen ich besonders die von Trecul und Dutailly hervorheben möchte. Meine eigenen Untersuchungen, die ich an den Rhizomen des Nuphar luteum, N. affine Harz und N. advena angestellt habe, lieferten trotz der Vermuthung Schumann's, dass ein eingehendes Studium dieser Pflanze wichtige und beachtenswerthe Resultate zu Tage fördern wird — der Hauptsache nach —, nur eine Bestätigung der Beobachtungen Trecul's und Dutailly.

Die normal im schlammigen Boden des Wassers wachsenden Rhizome des N. luteum (oder N. affine aus dem Spitzingsee) stimmen in dem morphologischen Baue des Rhizoms vollständig mit der gewöhnlichen Species überein, sind dorsiventral gebaut, indem ihre Unterseite, speciell die Felder zwischen den Blattanlagen stärker als die der Oberseite in die Fläche wachsen und so den zahlreichen adventiven Wurzeln Platz machen. Jedenfalls treten auf manchen Rhizomen vereinzelte Wurzeln auch auf der Rhizomoberseite hervor. Die Dorsiventralität ist an verschiedenen Rhizomen mehr oder weniger deutlich ausgesprochen und von den äusseren Verhältnissen in hohem Grade abhängig. Die sehr tief in dem Boden wachsenden (ich habe solche

bei Seeshaupt gefunden, wo durch Rutschung eines Bachufers zahlreiche Rhizome hoch mit Erde überschüttet waren), wachsen grade nach oben und sind fast vollständig radiär gebaut. Die Stammspitze, die bei vertical wachsenden Rhizomen nach oben gerichtet ist, steht an den kriechenden Rhizomen immer in der Verlängerung des horizontalen Rhizoms, in wenigen Fällen ist sie ein wenig nach oben gerichtet, nie so stark wie z. B. bei N. advena.

Die Blattstellung ist an ausgewachsenen Rhizomen in Folge des stärkeren Wuchses der Rhizomunterseite vielfach nicht ganz regulär geblieben, doch lassen die Narben wenigstens auf der Oberseite die Anordnung zu zwei Parastichen einer steilen 5er- und einer 3er-Zeile erkennen. Ausserdem ist noch eine wenig geneigte 2er-Zeile zu erkennen, auf welcher die Blüthen gewöhnlich zu zwei neben einander stehen. Diese Blüthen stehen hier also, wie schon mehrfach hervorgehoben worden ist, im Verlaufe einer der Contactzeilen der Blätter.

Dass die vorblattlose Blüthe bei Nuphar ein Achselgebilde eines Niederblattes ist, hat schon Trecul richtig erkannt und abgebildet. Da diese Thatsache von Schumann nicht bestätigt werden konnte, so will ich erwähnen, dass ich ein als Niederblatt entwickeltes Tragblatt bei Nuphar luteum wie N. affine immer gefunden habe. Es ist als ein ganz kurzes, $^1/_3$ bis $1^1/_2$ mm langes, vielfach noch kleineres, halbkreisförmiges Läppchen an der vorderen Basis des Blüthenstieles ausgebildet. Dieses Niederblatt ist gewöhnlich 5 bis 8 Zelllagen dick, mit einem Leitbündel versehen, auf der Unterseite dicht mit Schleimhaaren besetzt, auf der Oberseite ohne dieselben.

Die Vegetationsspitze ist sehr breit, flach oder ein wenig vertieft. Nach Entfernung der alle junge Theile dicht bedeckenden Schleimhaare kann man die Stellungsverhältnisse der jüngst angelegten Organe gut übersehen. Im Verlaufe einer Spirale, die der Hauptreihe angehört, entstehen die Blätter und die Blüthen. Von einem Tragblatte ist an den jüngsten Blüthenprimordien noch nichts zu merken; dieses entwickelt sich, wie es die rudimentären Organe vielfach thun, erst verspätet. Das Bild einer Vegetationsspitze von N. luteum oder N. affine entspricht ganz dem von N. advena, wo jedenfalls die Blüthen anders als bei europäischen Species gebaut sind. Bei weiterem Wachsthum verbreiten sich die die Blatt- und Blüthenbasen trennenden Felder sehr bedeutend, die Ansatzstellen der Seitenorgane verschieben sich je nach dem ungleichmässigen Wachsthum der Ober- und Unterseite, die Tragblätter erreichen ihre definitive Grösse.

Die Stellungsverhältnisse der Blätter und Blüthen an den ausgewachsenen Rhizome entsprechen in den meisten Fällen der Spirale $^{8}/_{21}$, manchmal $^{18}/_{34}$, niemals konnte ich einfachere Verhältnisse, wie solche von Trecul oder Dutailly angegeben sind, beobachten.

Im Herbst ausgegrabene alte Rhizome besitzen gewöhnlich zwei grosse Blüthenknospen, die im nächsten Frühling oder Sommer zur Entwickelung kommen werden, näher der Vegetationsspitze sind aber noch zwei viel kleinere angelegt, schon für den Herbst des nächsten Jahres, oder für Frühling des dritten Jahres. Die Blüthen sind gewöhnlich zwei nach einander durch ein Blatt getrennt angelegt; die gewöhnlichste Reihenfolge zeigte z. B. die folgenden Zahlen, wo die Blüthen durch den Buchstaben f angedeutet sind: 1, 2,f, 3, 4,f, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18,f, 19, 20,f, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32f, 33, 34,f, 35, 36 ..., so dass zwischen den älteren und jüngeren, je durch ein Blatt getrennten Blüthenpaarlingen 8 bis 18 Blätter hervorwachsen. Es kommen aber auch vereinzelte Blüthen vor, z. B.: 1, 2, 3, 4,f, 5, 6,f, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16,f, 17, 18, 19, 20 ..., oder zu drei neben einander, z. B.: 1, 2, 3,f, 4, 5,f, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19,f, 20, 21,f, 22, 23,f, 24, 25.... Diese Verhältnisse geben uns Erklärung über die spärliche Zahl der Nupharblüthen im Vergleich zu denen der Blätter.

Auf die Beschaffenheit der Laubblätter, die bei N. luteum und N. affine in zwei Formen als untergetauchte und als schwimmende erscheinen, will ich nicht eingehen, da dieser Gegenstand in den pflanzenbiologischen Schilderungen Goebel's und in dem Vortrage des Herrn Dr. Brand klar geschildert ist. Bemerken will ich nur, dass in dem Spitzingsee Nuphar affine im August keine neuen Schwimmblätter bildet, dass es also nicht die niedrige Temperatur ist, welche die Bildung der untergetauchten Blätter hervorruft. Die causalen Verhältnisse scheinen hier mehr verwickelt zu sein.

In den Achseln zahlreicher Blätter bilden sich Achselknospen, die sich später zu Rhizomen entwickeln. Die Blattspirale läuft an diesen Seitensprossen in umgekehrter Richtung als bei dem Hauptrhizom.

Die Blüthen, die eigentlich tragblattlos angelegt sind — die Tragblätter entwickeln sich, wie oben erwähnt, erst nachträglich —, sind auch, wie bei allen Nymphaeaceen und Cabombeen, vorblattlos. Ihr morphologischer Bau ist aus den Arbeiten Payer's, Trecul's,

Dutailly's, Eichler's genügend bekannt. Der Einsatz des fünfblättrigen und nach $^2/_5$ deckenden Kelches ist aus Eichler's Diagramm ersichtlich, nur will ich bemerken, dass das erste Kelchblatt zwar häufiger vorne links, manchmal aber auch vorne rechts vorkommt, d. h. dass die Kelchspirale entweder links- oder rechtsdrehend ist.

Die Archesporzellen bilden sich normal an den vier Kanten der jungen Anthere. Durch mehrere Theilungen bildet eine hypodermale Zellreihe 3 bis 4 Schichtzelllagen, eine Schicht der Tapetenzellen und die Archesporzellreihe. Die Archesporzellen theilen sich mehrmals, so dass am Querschnitt endlich 3—5 Pollenmutterzellen zu sehen sind. Die Schichtzelllagen mit Ausnahme der äusseren, des Endotheciums, werden zerdrückt, ebenso gehen die Tapetenzellen, die sehr wenig in die Höhe wachsen, schnell zu Grunde.

Während dieser Vorgänge wächst aus beiden Seiten der Anthere vorne ein Flügel (Goebel II p. 398), so dass später die ursprünglich seitlich angelegten Antherenfächer intrors erscheinen. Es hat also Engler (p. 303) Recht, wenn er sagt, dass man — bei Nuphar — der Natur durchaus keinen Zwang anthut, wenn man zwei Fächer für vordere, zwei für hintere ansieht. Dass dies aber nicht bei allen Nymphaeaceen der Fall ist, lehrt z. B. Euryale ferox.

Den Bau der reifen Pollen hat Fischer (p. 32) beschrieben, die Exine ist mit Stacheln besetzt, die Falte ist glatt.

An der Spitze des gewölbten Blüthenbodens kommt ein Wirtel zahlreicher (10—16) Fruchtblätter, die kreisförmig um das Ende der Blüthenaxe angeordnet sind. Sie wachsen sehr stark in die Höhe, die Samenknospen entspringen in grösserer Menge auf beiden Seiten der Ovarhöhle; ihre Entwickelungsgeschichte bietet nichts Auffallendes. Aussen zwei Integumente, beide aus mehreren Zellschichten gebildet, mächtig entwickeltes Nucellusgewebe, der Embryosack entsteht aus der untersten der drei Zellen, die aus einer hypodermalen Zelle entstehen, im befruchtungsfähigen Zustande ist er lang und schmal. Nach der Befruchtung vergrössern sich die Zellen des Nucellusgewebes sehr stark, ebenso ihre Kerne, die sich dabei manchmal direct theilen (fragmentiren); die Stärke und die Proteïnsubstanzen wandern in das Perisperm und vernichten durch Druck die Zellkerne zu ähnlichen netzartigen Maschen, wie ich solche für Endosperm von Zea Mays beschrieben habe. Die Integumente bilden die harte Samenschale, deren Bau Arcangeli vor Kurzem beschrieben hat.

In den reifen Früchten ist die äussere grüne Schicht voll von Gerbstoffzellen, das innere parenchymatische Gewebe besitzt zahl-

reiche lufterfüllte Intercellularen, in den dünnwandigen Zellen viel Stärke, aber keinen Gerbstoff. Diese dünnwandigen Zellen scheiden nach aussen viel Schleim aus, die durch die Quellung bedingte Grössenzunahme verursacht das Zersprengen der Frucht, und zwar immer so, dass die grüne, gerbstoffhaltige Fruchthülle ganz abgeworfen wird, das innere parenchymatische Gewebe springt aber in so viele spindelförmige Säcke, als Carpelle in der Frucht vorhanden sind. Die reifen Samen hängen nun in diesen, an der Wasseroberfläche frei schwimmenden Fruchttheilen, werden durch die Strömungen im Wasser verbreitet, aber auch, wie ich Gelegenheit zu constatiren hatte, von den Fischen gefressen, welche die Samen ausspeien.

Bei der Keimung bleiben die Cotyledonen in den Samen stecken, das hypocotyle Glied verlängerte sich zu einem bis 1 cm langen dünnen Sprosse, welches auf seiner Spitze zuerst ein pfriemenförmiges, dann ein linearelliptisches, endlich herzförmiges Blatt hervorbringt. Alle diese Jugendblätter sind anatomisch ähnlich wie die untergetauchten Blätter der erwachsenen Pflanze gebaut und besitzen nahe am Rande auf der Unterfläche über den Randnerven vereinzelte Wasserspalten, und auch durch 5 Monate lang fortgesetzte Cultur solcher Keimlinge in feuchter Atmosphäre gelang es nicht, Blätter mit Luftspalten oder Pallisadenzellen zu erzielen.

Die nordamerikanische Art, Nuphar advena, weicht von europäischen Arten nur in wenigen Punkten ab. Die Rhizome sind sehr stark dorsiventral gebaut, der Gegensatz der unteren zur Oberseite sehr bedeutend. Die Vegetationsspitze selbst ist nach oben gerichtet. Unter den Blatt-, seltener auch unter den Blüthenbasen, treten mächtige Wurzeln hervor, die jedenfalls stärker unter den Blättern als unter den Blüthen sind. Auch auf der Oberseite des Rhizoms kommen hie und da vereinzelte Wurzeln hervor. Rhizom, Blätter- und Blüthenstiel sind mit besonders langen Schleimhaaren besetzt; in dem Schleime findet man gewöhnlich eine reiche Flora von Bakterien und manche Thiere, manchmal Tausende von Anguillulen auf.

Das Tragblatt der Blüthe ist noch kleiner als bei den europäischen Arten und nur als ein wenige Zellen hoher Wulst ausgebildet, welcher jedoch noch spät nach dem Verblühen unter der Blüthenstielnarbe sichtbar ist. Die Blüthen stehen immer in den Achseln dieser Tragblätter, die Kelchblätter sind zu zwei alternirenden trimeren Kreisen geordnet, und zwar ist der Anschluss der vorblattlosen Blüthe so, dass zwei äussere Kelchblätter seitlich vorne, das dritte hinten, also der Achse zugekehrt erscheint.

Die Blüthen erscheinen bei N. advena reichlicher als bei N. luteum; an den untersuchten Rhizomen zu Gruppen von 3 Blüthen, die durch je ein Blatt von einander und durch 5—8 Blätter von der nächsten Blüthengruppe getrennt sind. Als Beispiel citire ich hier folgende Reihenfolge, in welcher die Blüthen durch den Buchstaben f bezeichnet sind.

1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8,f, 9, 10,f, 11, 12,f, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20,f, 21, 22,f, 23, 24,f, 25, 26,. 27, 28, 29, 30,f, 31, 32,f, 33, 34,f, 35, 36 . . ., wobei die Blüthe 22 über dem Blatte 1 in einer Orthostiche angeordnet ist, also in der Spirale 13/21.

An den cultivirten Pflanzen konnte ich keine untergetauchten Blätter finden, auch die im Herbst angelegten besitzen Luftspalten. Die Keimung ist mir unbekannt. Die andere verwandte nordamerikanische Species, Nuphar sagittaefolium, besitzt ausser schwimmenden typische, grosse, untergetauchte Blätter ohne Pallisadenschicht und Luftspalten.

Mit Nuphar am nächsten verwandt scheint Barklaya Wall. zu sein, welche in zwei Arten in Pegu, Sumatra, Malakka und Borneo vorkommt. Ich kenne leider die Pflanze nur aus den Abbildungen (Wallich, Tr. Lin. Soc. XV p. 441, Tab. 18; Hooker, Ann. d. sc. nat. III Sér. 17; Hooker f. Tr. Lin. Soc. XXIII p. 157, Tab. 21), in die Cultur scheint sie nicht eingeführt zu sein. Von Nuphar weicht sie jedenfalls nicht nur in ihrem merkwürdigen Blüthenbaue ab, sondern auch im Baue des Sprosses. Die Zeichnung Hooker's der B. Motleyi zeigt an langen Ausläufern herauswachsende Rhizome, ähnlich wie bei Brasenia.

IV. Nymphaea.

Von der reichsten Nymphaeaceen-Gattung Nymphaea konnte ich nur wenige Arten näher studiren. Die Bildung des radiär gebauten Rhizoms erfolgt in allen von mir untersuchten Fällen auf ähnliche Weise. Bei der Keimung der Samen bleiben die Cotyledonen in denselben als Saugapparate stecken, dagegen tritt die von einem aus Cotyledonarbasen herauswachsenden Haarkranz umgebene Hauptwurzel, die rasch zu Grunde geht, und das hypocotyle Glied nach aussen. Dasselbe verlängert sich mehr oder weniger und trägt an seiner Spitze zuerst das erste pfriemenförmige Blatt, dem später elliptische, endlich normale folgen. Während das hypocotyle Glied lang aber dünn bleibt, verdickt sich der Spross, von der Ansatzstelle des ersten pfriemenförmigen Blattes angefangen, immer mehr. Die darauf folgenden Internodien bleiben sehr niedrig, aber sehr dick, auf solche

Weise ein Rhizom bildend. Manche Differenzen im Baue des Rhizoms treten noch bei einigen tropischen Species (z. B. N. stellata, zanzibarensis, dentata, rubra) auf. Das untere Ende des Rhizoms bedeckt sich mit Periderm, welches alle Blatt-, Blüthen- und Wurzelnarben überzieht, erfüllt sich mit Stärke und wird so zu einer „Knolle", welche sich nach oben in ein normales Rhizom fortsetzt. Diese Knollenbildung ist eine Anpassung der einer periodischen Austrocknung ausgesetzten Arten. Nach dem Austrocknen stirbt vielfach die Vegetationsspitze vollständig ab, dagegen treiben die Knollen nach Einlegen in's Wasser neue Knospen, deren erstes Internodium lang und dünn ist, während die ersten Blätter in ihrer Gestalt denjenigen der keimenden Pflanze gleichgestaltet sind. Eine Abbildung einer eben austreibenden Knolle der N. rubra mag diese Verhältnisse illustriren (Fig. 6).

Fig. 6. Rhizom der Nymphaea rubra, neue Sprosse im Frühling treibend.

Die Rhizome aller Nymphaea-Arten sind radiär gebaut, immer dicht mit adventiven Wurzeln bedeckt, die nur an den verdickten Blattbasen nie an den Blüthenstielbasen hervortreten. Die vorblattlosen Blüthen entstehen immer im Verlaufe einer Blattspirale, doch sind sie immer tragblattlos, also wirklich extraaxillär. Zwischen ver-

schiedenen Arten sind manche Differenzen in der Stellung der Blüthen zu beobachten, welche auch erklären, warum verschiedene Species eine grössere Zahl von Blüthen als andere bringen.

Die Anlage der Blüthen und Blätter an der Stammspitze der Nymphaea alba gibt die Figur 9 wieder. Im Verlaufe der Hauptspirale entstehen immer neue Bildungen, und zwar so, dass nach einer Anzahl von Blättern mehrere (2—8) Male eine Blüthe und ein Blatt nach einander entstehen, worauf weiter nur Blätter gebildet werden.

An den Rhizomen ordnen sich die Blatt- und Blüthenbasen zu deutlichen Parastichen, und zwar gewöhnlich zu einer 5er-, einer 8er- und endlich einer flachen 2er-Zeile, auf welcher die Blüthen unmittelbar neben einander gereiht erscheinen. Die Orthostichen sind schwer zu erkennen, vielfach entspricht die Stellung der Blätter der Hauptspirale $^{8}/_{13}$, manchmal treten höhere Brüche, z. B. $^{21}/_{34}$ vor.

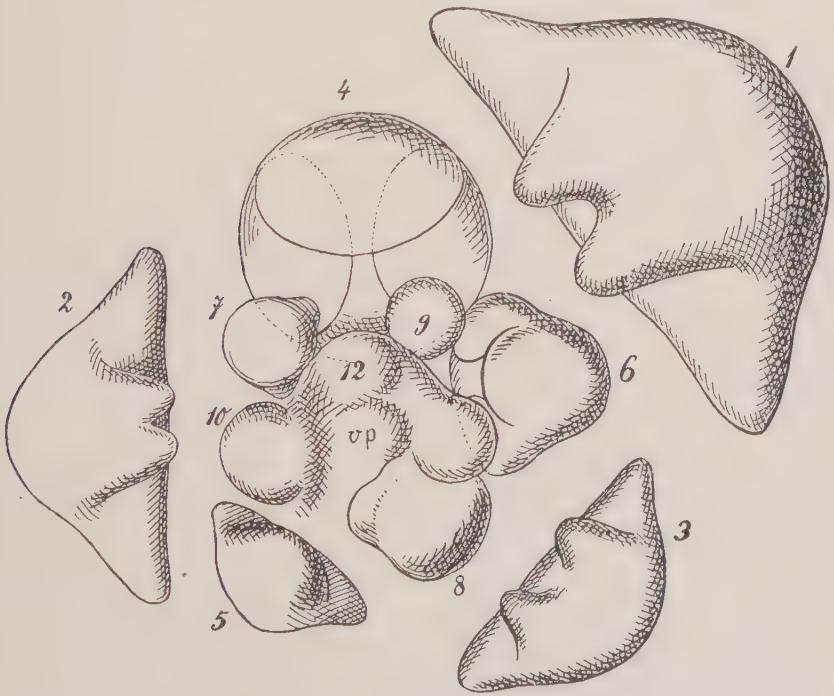

Fig. 7. Die Vegetationsspitze eines alten Rhizoms der Nymphaea alba.

Im Herbst ausgegrabene Rhizome zeigen die Blüthenknospen, die im Frühling resp. im Sommer des nächsten Jahres zur Entfaltung kommen, alle angelegt, an der Vegetationsspitze (Fig. 7) sind aber

schon die kleinen Blüthenknospen vorhanden, die erst im Herbst des nächsten Jahres aufblühen werden. Die Aufeinanderfolge der Blätter und Blüthen demonstriren folgende Zahlen, zwischen denen der Buchstabe f die im Verlaufe der Blattspirale angelegte Blüthe bezeichnet.

1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11,f, 12, 13,f, 14, 15,f, 16, 17,f, 18, 19,f, 20, 21,f, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29,f, 30, 31,f, 32, 33,f, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43,f, 44, 45,f, 46, 47,f, 48, 49,f, 50, 51,f, 52, 53,f, 54, 55,f, 56, 57,f, 58, 59,f, 60, 61,f, 62, 63,f, 64 . . ., wo die Blüthen bis 45 schon abgeblüht sind, die bis 55 im Frühling des nächsten Jahres, die späteren erst im Herbst sich entwickeln werden.

Aehnlich wie bei N. alba ist das Rhizom der N. sansibarensis gebaut, mit dem Unterschiede nur, dass wenn schon einmal die Blüthen sich bilden, durch die ganze Vegetationsperiode immer nach einander Blatt und Blüthe im Verlaufe derselben Hauptspirale entstehen, was besonders schön an der sehr breiten, etwas in der Mitte vertieften Vegetationsspitze deutlich zu übersehen ist. An ausgewachsenen Rhizomen ordnen sich die Blatt- und Blüthenanlagen wie bei N. alba zu den Parastichen, einer 5er-, einer 8er- und einer 2er-Zeile, auf welcher die Blüthen neben einander gereiht sind.

Die N. stellata zeigt andere Stellungsverhältnisse der Blüthen, welche aus der folgenden Reihe zu übersehen sind: 1, 2,f, 3, 4, 5,f, 6, 7, 8,f, 9, 10, 11,f, 12, 13, 14,f, 15, 16, 17,f, 18, 19, 20,f, 21, 22, 23,f, 24, 25, 26,f u. s. w., wo also an dem Rhizom die Blüthenbasen an einer 3er-Zeile neben einander stehen; sonst ist noch eine 5er- und 8er-Zeile sichtbar; die Lage der Orthostichen entspricht bald der Hauptspirale $^8/_{21}$, bald einer noch höheren.

Die 3er-Zeile, auf welcher die Blüthen neben einander angereiht sind, ist besonders schön an der Vegetationsspitze als eine Spirale zu verfolgen.

Dass andere Nymphaea-Arten auch andere Stellungsverhältnisse der Blüthen haben, zeigt die als N. rubra in dem hiesigen botanischen Garten cultivirte Pflanze, die jedoch ein Mischling der N. rubra mit einer mir unbekannten Species ist. Die streng radiär gebauten, gerade nach oben wachsenden Wurzelstöcke dieser Pflanze zeigen eine 5er- und 8er-Zeile. Die Anordnung der Blüthen gibt die folgende Reihe wieder: 1, 2,f, 3, 4, 5, 6,f, 7, 8,f, 9, 10, 11, 12,f, 13, 14, 15, 16,f, 17, 18,f, 19, 20, 21, 22,f, 23, 24, 25, 26,f, 27, 28,f, 29 30, 31, 32,f, 33, 34, 35, 36,f, 37, 38,f, 39, 40, 41, 42,f, 43, 44, 45, 46,f, 47, 48,f, 49, 50, 51, 52,f, 53, 54, 55, 56,f, 57, 58,f, 59, 60, 61, 62,f u. s. w.,

so dass die Blüthen abwechselnd einzeln entstehen, von den benachbarten Gruppen von zwei Blüthen durch drei Blätter getrennt. Zwischen den zwei Blüthen einer Gruppe entsteht noch ein Blatt. Leider konnte mir bei dieser Species die Untersuchung der Vegetationsspitze keine Aufklärung über die Entstehungsfolge der seitlichen Organe an der Stammspitze liefern, da die zwei im Herbst untersuchten Rhizome an der vertieften Vegetationsspitze eine lange, schmale Rinne hatten, wo die Blatt- und Blüthenanlagen ohne erkennbare Regelmässigkeit vertheilt waren. Man soll zu diesem Zwecke schon im Frühling die noch normal wachsenden Stämme untersuchen.

Von den anderen Nymphaea-Arten (N. flava, Lotus, dentata, odorata) konnte ich nur jüngere, noch nicht blühende Rhizome untersuchen. Bei N. dentata ist die Vegetationsspitze vertieft. Bei N. flava suchte ich an mehreren Rhizomen vergeblich nach den Ausläufern, von welchen Caspary berichtet, es finden sich an den hiesigen Exemplaren nur gewöhnliche Achselsprosse, die zu normalen Rhizomen auswachsen, ähnlich wie bei allen anderen Nymphaea- und Nuphar-Arten.

Die Anlage der Kelch- und Kronenblätter war schon von Payer und Schumann studirt. In allen untersuchten Arten fand ich immer das letztangelegte hintere Kelchblatt aus einem, nie aus zwei gesonderten Primordien entstehen. Doch finden sich bei allen Nymphaea-Species anormale Blüthen, deren Kelchblätter vermehrt sind, und wahrscheinlich hatte eine solche Knospe Payer untersucht.

Die Anlage der Archesporzellen und Ausbildung der Antheren stimmt in allen untersuchten Fällen überein und schliesst sich dem Warming'schen Schema an. Aehnlich wie bei Nuphar wird eine grössere Zahl (bis 5) der Schichtzelllagen gebildet, innen eine Tapetenzellenlage, die die Archesporzellreihe eng umfasst. Die Archesporzellen theilen sich mehrmals, bevor sie zu Pollenmutterzellen werden. Die Tapetenzellen werden aufgelöst, die Schichtzelllage bis auf die äusserste „Endothecium" zerdrückt. In der Beschaffenheit des Pollens sind kleine Differenzen bei verschiedenen Arten vorhanden, über welche bei Fischer Näheres zu finden ist. Die Antherenfächer sind an jungen Staubblättern seitlich angelegt, durch starkes Wachsthum der äusseren Connectivseite werden die älteren Antheren intrors.

Ueber Entwickelung des unterständigen Fruchtknotens der N. alba besitzen wir die Untersuchungen Goebel's; N. sansibarensis und stellata verhalten sich ganz ähnlich, nur sind die Carpelle seitlich mit einander nicht, doch vorne mit der sich fortsetzenden und blind als ein stumpfer Kegel endigenden Blüthenaxe verwachsen.

Die Stellung und Entwickelung der Eichen stimmt mit Nuphar überein und bietet nichts Erwähnenswerthes. Die Ovarhöhle aller Arten ist mit besonders dichter Schleimmasse ausgekleidet, welche die Eichen ganz umhüllt und bis zur Reife der Samen nicht verschwindet.

Auch die Bildung des Embryo, des Endo- und Perisperms haben die Nymphaea-Arten mit anderen Nymphaeaceen gemein. Dagegen zeigt der Bau der Samenschale in verschiedenen Species manche Differenzen.

Der Bau der glatten Samen von N. alba ist von Arcangeli beschrieben, die Samen der Sectio Leptopleura haben, wie Caspary erwähnte, behaarte Samen. Ich konnte diese Haarbildungen an nur wenigen Arten untersuchen (N. stellata, Rudgeana, amazonica); es fehlte mir auch an dem Materiale zum Studium der Entwickelungsgeschichte, doch will ich erwähnen, dass diese sonderbaren Haarbildungen keine Zellen, sondern einfache oder manchmal gegabelte, dünne Auswüchse der Cuticular- und Subcuticular-Substanz der Epidermzellen des äusseren Integumentes sind.

Alle Nymphaea-Arten besitzen einen Funiculararillus, welcher zwar sehr früh als ein Wulst am Funiculus angelegt wird, doch sich erst sehr spät an den reifenden Samen entwickelt. Seine Zellen besitzen keinen Gerbstoff, führen ein wenig Stärke, sind aussen verschleimt und umgeben grosse Luftincellularen.

V. Euryale und Victoria.

Der Bau des kurzen aber dicken Stammes und die Art der Aufeinanderfolge der Blüthen und Blätter auf demselben ist bei Euryale ferox derselbe wie bei Victoria regia; ich werde deshalb auch das Verhalten der beiden Pflanzen gemeinsam besprechen.

An dem ausgewachsenen Wurzelstocke stehen die Blüthenbasen gar nicht im Verlaufe der die Blattbasen verbindenden Parastichen. Die Blattnarben ordnen sich zu mehr oder minder deutlichen 3er-, 5er- und 8er-Zeilen, wobei die Orthostichen an verschiedenen Stellen desselben Stammes bald der Hauptspirale $^{8}/_{13}$, bald $^{13}/_{21}$, bald einer noch höheren entsprechen. An der 8er-Zeile treten etwas seitlich die Blüthenbasen zum Vorschein, die wegen ihrer Wurzellosigkeit und der radiären Anordnung der Leitbündel leicht kenntlich sind. Die 5er-Zeile ist eigentlich eine Doppelzeile aus zwei parallel neben einander verlaufenden Parastichen, einer oberen, auf welcher

die Blätter, und einer unteren, auf welcher die Blüthen in denselben Abständen von einander stehen.

Die Folge des Auftretens der Seitenorgane ist bei beiden Gattungen dieselbe; die beigegebenen Zeichnungen der Vegetationsspitzen, eine von Victoria (Fig. 8), die andere von Euryale (Fig. 9), stellen etwas verschiedene Entwickelungsstadien dar. An den Zeichnungen bedeuten die arabischen Ziffern die Blattanlagen, die römischen die Blüthen; von beiden sind nur die Umrisse der Ansatzstellen gezeichnet.

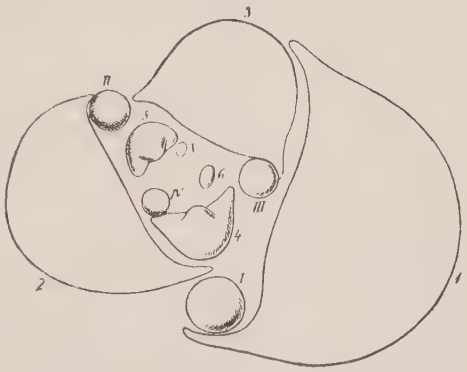

Fig. 8. Die Vegetationsspitze der Victoria regia.

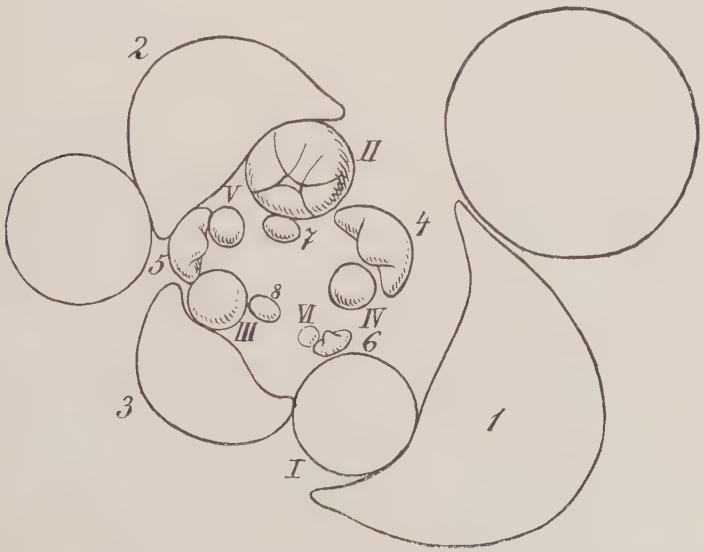

Fig. 9. Die Vegetationsspitze von Euryale ferox.

An der Zeichnung der Vegetationsspitze von Euryale (Fig. 9) ist im Verlaufe einer Hauptspirale zuletzt die Blattanlage 8, dann 7, noch weiter 6 gebildet. Erst bei der Blattanlage 6 ist ein eben gebildetes Blüthenprimordium VI sichtbar. Dasselbe steht seitlich und über dem Blatte 6, etwa an dessen Kante, und wird später von dem

stark in Breite und Höhe wachsenden Nebenblatte umhüllt. Die Blüthen sind also bei Victoria und Euryale extraaxillären Ursprungs, doch entstehen sie auch an der Vegetationsspitze nicht im Verlaufe der Blattspirale, aber verspätet und seitlich von den benachbarten Blättern.

Ich kann in diesem Punkte den Ausführungen Schumann's (p. 195) nicht zustimmen, welcher vor kurzem die Vorgänge an der Vegetationsspitze von Victoria untersucht hat und zu dem Schlusse gekommen ist, dass die erste Anlage der Blüthen der Victoria regia gleich denen der Nymphaea ist. Meiner Ansicht nach ist die Differenz in der Blüthenanlage bei Victoria und Nymphaea grösser als zwischen Cabomba und Nymphaea. Bei Cabomba und Nymphaea entstehen die Blüthen und Blätter im Verlaufe einer Spirale an der Stammspitze, bei Victoria entstehen im Verlaufe der Blattspirale nur die Blätter; die Blüthen erscheinen erst später, zu einer anderen Spirale geordnet, seitlich von den Blättern.

Die Anlage der Kelchblätter stimmt bei Victoria und Euryale mit Nymphaea überein. Die Anlage der Petalen und Staubblätter konnte ich nicht untersuchen, da ich alles Material zum Zwecke der Untersuchung der Antheren und Carpellenentwickelung aufgeschnitten habe.

Die Antherenentwickelung stimmt bei beiden Gattungen überein und unterscheidet sich von der bei Nymphaea und Nuphar. Die Antheren sind intrors, und zwar schon intrors angelegt, ein Fall, der meines Wissens bis jetzt vereinzelt dasteht. In allen bisher genauer untersuchten Fällen (Engler, Goebel) entstehen die introrsen Antheren auf solche Weise, dass zwar die Archesporzellen seitlich an der Anthere sich bilden, doch später durch intensives Wachsthum der äusseren Connectivseite nach innen verschoben werden. Bei Euryale und Victoria werden die Archesporzellen aus den hypodermalen Zellen gebildet, die nicht seitlich, sondern auf der Innenseite der jungen Anthere liegen, und zwar so, dass zuerst die seitlichen, vom Rande weniger entfernten, erst später die mittleren ausgebildet werden.

Eine hypodermale Zellreihe, die zur Archesporbildung fortschreitet, schneidet nach aussen bei Euryale vier Schichtzelllagen und eine Lage von Tapetenzellen, bei Victoria regia 5 bis 6 Schichtzelllagen ab. Die äusserste Schichtzelllage wird allein erhalten und zum fibrösen Endothecium ausgebildet, alle anderen werden zerdrückt. Die Tapetenzellen bleiben bei beiden Gattungen sehr lange erhalten, wachsen sehr bedeutend in die Höhe und vermehren ihre Kerne auf

dem Wege der directen Kerntheilung, so dass in erwachsenen zwei bis sechs Kerne, die gewöhnlich in Haufen neben einander liegen, sichtbar sind. Die Archesporzellen theilen sich wiederholt und geben endlich einen (an dem Querschnitt) dicken Complex von Pollenmutterzellen.

Die mit einem aufspringenden Deckel versehenen Pollen sind bei Euryale stachlig und isolirt, bei Victoria glatt, zu Tetraden verbunden.

Die Entwickelung des unterständigen Fruchtknotens unterscheidet sich bei Euryale und Victoria etwas von einander, auch von Nymphaea.

Während der Entstehung der Staminalhöcker ist der Blüthenboden in der Mitte flach, breit und über die Insertionsfläche der Kelchblätter erhoben, so dass in diesem Stadium noch nicht ersichtlich ist, ob die Carpelle ober- oder unterständig werden. Bei der weiteren Entwickelung — ich schildere zunächst die Vorgänge bei Euryale — wächst der Blüthenboden sehr stark in die Höhe, doch nicht gleichmässig. Am stärksten ist dieses Wachsthum unter den Kelch- und Kronblättern, am schwächsten in der Nähe der Blüthenaxe, wo später die Carpelle entstehen werden. Die Blüthenaxe selbst wächst auch in Gestalt eines abgerundeten Kegels in die Höhe, von einer sehr schmalen aber tiefen Rinne, von dem die Kelch-, Kronen- und Staminalblätter tragenden Wulst getrennt. An der schiefen äusseren Fläche dieser Rinne wachsen nun später die zahlreichen (9—12), zu einem Kreise geordneten Carpelle hervor. Durch nachträgliches Wachsthum wird der die Fruchtblätter von aussen umhüllende Blüthenboden mehr höher und dicker, der kegelartige Fortsatz der Blüthenaxe wächst im Inneren des Carpellkreises in die Höhe und Dicke, die Fruchtblätter von einander trennend. In diesen Fortsatz laufen bei Victoria mehrere ziemlich dicke Leitbündel ein, welche blind enden und deshalb als stammeigene bezeichnet werden müssen.

Die Blüthen der Victoria regia besitzen noch an dem oberen Ende des zum Blüthencentrum geneigten Kelch-, Kronen- und Staminalblätter tragenden Wulstes oben einen Cyclus von den sogen. Metacarpiden, d. h. von den nicht zur vollständigen Entwickelung gelangenden Fruchtblättern, tiefer unten den zweiten Kreis der ähnlich wie bei Euryale mit einander verwachsenen normalen Carpelle.

Die Entwickelung des Embryosackes ist bei Euryale und Victoria dieselbe wie bei Nymphaea und Nuphar oder Cabomba. Der Nucellus ist aber mächtiger entwickelt, die Kerne seiner Zellen theilen sich schon vor der Befruchtung direct (durch Fragmentation); diese

Theilungen werden auch nach der Befruchtung fortgesetzt, so dass in manchen Perispermzellen 4—5 Kerne zu sehen sind. Nach der Füllung der Perispermzellen mit Reservestoffen (Stärke und Eiweissstoffen) werden diese Kerne wie bei allen anderen Perispermen der Nymphaeaceen und Cabombeen netzartig zerdrückt.

Die anatropen Samenknospen entspringen in grosser Zahl an den Seitenwandungen der Ovarhöhle. In den meisten Fällen liegen sie schief nach unten gerichtet, in der die Ovarhöhle ausfüllenden dichten Schleimmasse eingebettet. Manche Zellen der Ovarwände wachsen manchmal keulenförmig in's Innere derselben hinein.

An dem Funiculus ist schon vor der Befruchtung ein Wulst sichtbar, von gestreckten Epidermzellen und dünnwandigen Parenchymzellen gebildet. Nach der Befruchtung theilen sich die an der Spitze dieses Arilluswulstes liegenden Epidermzellen sehr reichlich und auf solche Weise wächst der Arillus um die reifenden Samen herum. Die am stärksten wachsenden Ränder des Arillarmantels bestehen nur aus den zwei Schichten, einer inneren, dem Samen zugekehrten, und einer äusseren Epidermschicht, die an der wachsenden Spitze des Arillus in einander übergehen und sich nur da theilen. Die an der Arillusanlage zwischen den Epidermzellen liegenden Parenchymzellen theilen sich viel weniger als die Epidermzellen, bilden ein Sternparenchym, welches sich in die Lücke der Epidermzellen immer mehr und mehr fortsetzt und diese schliesslich auffüllt.

Aehnlich entwickelt sich der Arillus an Victoriasamen. Die erste Anlage desselben am Funiculus der noch unbefruchteten Samenknospen ist dieselbe wie bei Euryale; nach der Befruchtung wächst der Ringwulst sehr bedeutend, aber fast nur in Folge der Theilungen der Epidermzellen; die Parenchymzellen, die zwischen den Epidermzellen in der Anlage des Arillus liegen, wachsen nicht so stark wie bei Euryale bilden auch kein zusammenhängendes Sternparenchym, ihr vermehrtes Wachsthum dauert nur kurze Zeit und deswegen sind die ausgewachsenen Samen (in der Chalazagegend) zwar ganz von fest anliegendem Arillus umhüllt, aber derselbe ist mit Ausnahme der Mikropylegegend ganz dünn und nur aus zwei Schichten langgestreckter, polygonaler, Stärke führender, von getüpfelten Membranen umgebenen Epidermzellen gebildet. Nur in der Mikropylegegend ist der Arillarmantel dicker und gefaltet, hier liegen zwischen den beiden Epidermschichten noch die zum Theil ein Sternparenchym bildenden, zum Theil unregelmässigen, langgestreckten Parenchymzellen, die vielfach in kurze, dichotomverzweigte, dünnwandige Haare auswachsen (wie

solche in den Intercellularräumen aller Nymphaeaceen vorkommen), zum Theil aber auch lange Sternhaare bilden, die hier aber kein Kalkoxalat in ihrer Membran führen.

Die Keimung der Euryale- und Victoriasamen ist schon mehrfach beschrieben (Treviranus, Trecul, zuletzt Goebel). Fast die ganzen Cotyledonen bleiben in den Samen versteckt, wo ihre äusseren Epidermzellen als Saugzellen thätig sind. Die unteren Theile der Cotyledonen mit der Radicula und dem hypocotylen Gliede treten nach aussen.

Die sich nicht entwickelnde Hauptwurzel ist haubenlos, das hypocotyle Glied verlängert sich manchmal bis zu 1 cm Länge; an den vom Samen hervorragenden Cotyledonenstielen wachsen die sonderbaren Kiemenorgane aus. Es sind niedrige, dicke, mit bei Victoria zahlreichen, bei Euryale spärlicheren Fortsätzen besetzte Auswüchse, die an ihren Fortsätzen niedrige, dünnwandige Haare tragen. Goebel (I) deutete sie als bei der Athmung der keimenden Samen betheiligte Kiemenorgane. Ich versuchte mit Hilfe einiger chemischen Reactionen nähere Kenntnisse ihrer Functionen zu gewinnen, leider ohne besonderen Erfolg. So viel steht aber fest, dass sie keineswegs als Schutzorgane der jungen Plumula zu deuten sind und auch nicht als zur Aufnahme eventueller der bei Keimung gebildeter Excretstoffe anzusehen sind. Im Inneren dieser aus dünnen Parenchymzellen gebildeten Organe sind nur wenige Gerbstoffzellen zu sehen, dagegen ist mit Vanillin und Salzsäure keine Reaction sichtbar, wie solche die mit Myriophyllin gefüllten Schleimhaare der Victoria und Euryale zeigen. Mit Vanillin-Schwefelsäure tritt eine sehr intensive Rothfärbung ein, welche eine Folge des Reichthums dieser Zellen an eiweissartigen Substanzen ist. Die dünnwandigen, plasmareichen Haare, welche die Fortsätze der Kiemenorgane bedeuten, haben eine dünne Cellulosemembran, die von sehr schwachem Cuticula bedeckt ist. Eine Schleimbildung ist nicht nachzuweisen. Die stark verdünnte Cyaninlösung dringt in die Fortsätze der Kiemen, ohne eine Oxydation zu erleiden; in Pyrogallol gelegte, dann in Kalilauge geworfene Kiemenorgane färben sich viel dunkler in den Fortsätzen als in tieferen Zellen, was jedenfalls als Folge der stärkeren Imbibition des Pyrogallols durch dieselben gedeutet werden kann. Mit Diphenylamin und Schwefelsäure war keine Reaction zu erzielen. Wenn also durch diese Versuche kein directer Beweis für die intensivere Sauerstoffaufnahme durch Kiemenorgane erzielt werden konnte, so sprechen sie doch indirect für dieselbe insoweit, als sie der Deutung derselben als zum

Schutz dienender Apparate widersprechen. Hervorheben möchte ich noch, dass die ihre Oberfläche bedeckenden dünnwandigen, plasmareichen Haare manche Aehnlichkeit mit den dichotomverzweigten, dünnwandigen Intercellularhaaren aller Nymphaeaceen besitzen, die ich ebenfalls als wahrscheinlich bei Gasregulirung bethätigt betrachte, und dass in den Fortsätzen Intercellularräume gebildet werden, die mit denen der Cotyledonenbasen in Verbindung stehen.

Nicht so deutlich wie bei Victoria oder Euryale finden wir aber dieselben Organe auch bei Nymphaea entwickelt. Bei keimenden Nymphaeasamen schwellen die nach aussen ausgetretenen Cotyledonarbasen ein wenig und ihre Epidermzellen wachsen in bald längere, bald aber ganz kurze „Wurzelhaare" aus, die also den Papillen auf den Kiemenorganen der Victoria morphologisch homolog sind.

Zusammenfassung.

Zum Schluss will ich noch einige der oben beschriebenen Thatsachen hervorheben und zum Theil einer vergleichenden Betrachtung unterziehen.

Der Sprossbau ist bei Nuphar am einfachsten. Die Rhizome sind dorsiventral, doch ist die Dorsiventralität derselben nicht der Anlage nach vorhanden, sondern eine Folge der Lichtwirkung. Nach einem tiefen Einpflanzen der Nupharrhizomen unter Erde kommt die Dorsiventralität nicht mehr zum Vorschein; solche Rhizomen wachsen radiär.

An den Rhizomen entstehen — von den Primärblättern abgesehen — gewöhnlich zweierlei Laubblätter, die anatomisch sehr verschieden sind, die dünnen, untergetauchten und die schwimmenden. Welche Ursachen es sind, die die Entwickelung dieser oder jener Blattformen aus den gleichgestalteten Blattprimordien verursachen, ist experimentell noch nicht festgestellt, doch kann man mit mancher Wahrscheinlichkeit behaupten, dass die fluthenden Blätter durch vielleicht verschiedene Eingriffe zu Stande kommen können. Man findet manchmal Exemplare von N. luteum, die nur die Schwimmblätter besitzen, — ein Verhalten, welches für N. advena der europäischen botanischen Gärten constant zu sein scheint, aber auch andere, die nur fluthende, dagegen keine Schwimmblätter besitzen, wie es schon Goebel (I, 304) berichtete.

Die Blüthen entstehen in den Achseln sehr kleiner Stützblätter. Bei N. luteum und N. affine Harz sind diese noch als Blattgebilde leicht erkennbar, wenn auch mitunter ganz klein, und später als die

Blüthenknospen angelegt. Sie erhalten bei diesen Species auch ein Gefässbündel. Bei N. advena ist an der Basis der Blüthenstiele nur ein ganz niedriger Wall sichtbar, der nur aus Analogiegründen als verkümmerte Stützblattanlage erkennbar ist.

Bei Nymphaea ist keine Spur der Stützblätter mehr zu finden, auch keine Vorblätter, der Kelch ist dagegen tetramer, in orthogonaler Stellung, mit der bekannten eigenthümlichen Deckung. Ein Kelchblatt steht vorne, zwei seitliche umgreifend, die ihrerseits das vierte, hintere decken. „Wäre nun — wie Eichler (p. 184) schreibt — das Tragblatt unterdrückt und die Blüthe typisch vorblattlos, so sollten die beiden seitlichen Kelchblätter die äussersten, die in der Mediane stehenden gedeckt sein; wären aber Vorblätter im Plane der Blüthe anzunehmen, so sollten umgekehrt die seitlichen Kelchblätter beiderseits von den Medianen bedeckt werden. In einem Falle wie in dem anderen würde sich somit die factische Knospenlage der Kelchblätter nur durch Annahme von Metatopie erklären lassen.“ Die Entwickelungsgeschichte zeigt nichts, was die Annahme der Metatopie in diesem Falle rechtfertigen könnte. Caspary, dem sich auch Braun angeschlossen hat, hält dagegen das vordere Kelchblatt für das hoch angewachsene Deckblatt, die beiden seitlichen für Vorblätter, wobei nur ein Kelchblatt (das hintere) übrig bleibt.

Ich sehe in den Kelchblättern der Nymphaeablüthen nichts anderes als Kelchblätter. Von den Vorblättern ist bei keiner Nymphaeaceae auf keiner Entwickelungsstufe etwas zu sehen, und so finde ich keine Gründe von abortirten Vorblättern zu sprechen, dagegen scheint mir bei der nahen Verwandtschaft der Nymphaea und Nuphar für möglich und wahrscheinlich, dass die deckblattlose Blüthe der Nymphaea von einer verkümmerten, Deckblätter besitzenden Form wie Nuphar abgeleitet ist, dass wir also in Nymphaea Blüthen mit vollständig abortirten (ablastirten im Sinne von Schmitz) Deckblättern besitzen, wo natürlich vom Abortus (resp. Ablast) im Laufe der Phyllogenese die Rede ist. Die fast vollständig rudimentären Deckblätter der Nuphar advena sprechen zu Gunsten dieser Annahme.

Es sind also die Nymphaea-, nicht aber Nupharblüthen, extraaxilläre Sprosse, die an Stelle der Blätter im Verlaufe einer Spirale an der Vegetationsspitze entstehen.

Victoria und Euryale sind von einander sehr wenig, von Nymphaea bedeutender verschieden. Auch hier sind die Blüthen deck- und vorblattlos, während jedoch bei Nymphaea die Blüthen im Verlaufe der Blattspirale angelegt sind, sind hier die Stellungsverhältnisse

derselben ganz andere. Die Blätter entstehen ganz normal im Verlaufe einer der $^2/_5$ nahen Spirale unmittelbar an der Vegetationsspitze. Die Blüthen entstehen dagegen etwas später, schon ausserhalb der durch die jüngsten Blattanlagen markirten Spirale als extraaxilläre Gebilde, die etwa an der Kante der breiten Basis eines älteren Blattes zum Vorschein kommen und später von der stark wachsenden Stipula derselben von hinten umhüllt bleiben. Ich finde keine Möglichkeit, zu Gunsten der formellen Morphologie eine seitliche Verschiebung in diesem Falle construiren zu können, um die Möglichkeit der axillären Natur der Victoriablüthen wahrscheinlich zu machen; ein zunächst liegender Vergleich mit der deckblattlosen Nymphaea warnt vor so einer hypothetischen Annahme, die zwar schon einige Male gemacht war, aber nicht nur einer thatsächlichen Grundlage in der Ontogenese, sondern auch einer hypothetischen mit Hilfe der comparativen Methode entbehrt. „Phylogenetisch" bleibt mir also die Victoria- (und Euryale-) Blüthe unerklärt.

Die Entstehung der Victoriablüthen war schon von Schumann untersucht, der zu der Ansicht gekommen ist, dass „die erste Anlage der Blüthen in beiden Geschlechtern (Victoria und Nymphaea) gleich ist, nur dass die Stipeln der Nymphaea sehr viel weniger entwickelt sind als an der Victoria" (Schumann p. 197). Schumann beschreibt den Fall bei Victoria so, dass „die Neubildungen (Blätter und Blüthen) immer als Paarlinge in der weitesten Lücke, die sich zwischen den vorhandenen Organen aufgethan hat, einstellen. Dabei ist zu bemerken, dass die zwei Organe nicht simultan erscheinen, sondern dass zuerst das tiefer inserirte Primordium und nachher das benachbarte Primordium sichtbar wird" (l. c. 196). Schumann stützt sich bei dieser Annahme auf seine Figur 13, Tab. V. Ich muss die Ansicht Schumann's, dass die Blatt- und Blüthenprimordien bei Victoria immer als Paarlinge über einander entstehen, bestreiten. Es ist auch Schumann nicht consequent. Während auf Seite 196 seines Werkes ganz richtig angegeben ist, dass der Stock von Victoria regia von zwei Spiralen, einer Blatt- und einer Blüthenspirale, umkreuzt ist und dass wir schon in der frühesten Anlage diese Beziehungen zwischen Blättern und Blüthen wahrnehmen, lesen wir auf Seite 471, dass die Blüthen von Victoria, wie die von Nuphar oder Nymphaea, im Verlaufe der Blattspirale entstehen, was entschieden nicht richtig ist.

Die Cabombeen unterscheiden sich von den Nymphaeaceen in morphologischer und anatomischer Hinsicht bedeutend. Schon der Sprossbau; also der sympodiale Wurzelstock, der mit Niederblättern

bedeckt ist und monopodiale, fluthende blatt- und blüthentragende Sprosse bringt, ist den Nymphaeaceen fremd. Cabomba ist charakterisirt durch seine zweierlei Blätter, tief eingeschnittene, decussirte, untergetauchte und schildförmige, ganzrandige, spiralig gestellte, schwimmende. Soweit ich die Cabomba lebend und in Herbarexemplaren untersuchen konnte, kommen die Schwimmblätter nur bei Blüthenbildung vor, nie ohne dieselben; es kommen aber auch Blüthen vor, die nur von untergetauchten Blättern begleitet sind. Bei Brasenia tritt die Bildung der Schwimmblätter unabhängig von der Blüthenbildung auf. Interessant ist, dass schon die allerersten Anlagen der schwimmenden und fluthenden Blätter bei Cabomba verschieden gestaltet sind; mit diesem Verhalten dürfte zusammenhängen, dass es mir nicht gelungen ist, durch lang fortgesetzte Cultur in der feuchten Atmosphäre die Pflanze zu zwingen, die Schwimmblätter aus den Anlagen der fluthenden Blätter zu bilden. Untergetaucht gehaltene schwimmende Sprosse verlieren dagegen ihre Schwimmblätter und Vegetationsspitze durch Fäulniss und treiben aus den Achselknospen die schon angelegten fluthenden Blätter hervor.

Die Stellung der Blüthen, die seitlich von den Achselknospen tragenden Blättern stehen und deck- und vorblattlos sind, mag das Interesse eines Morphologen zu diesen zierlichen Wasserpflanzen erhöhen. In ausgewachsenem Zustande haben wir hier — mutatis mutandis — eine ähnliche morphologische Erscheinung wie bei den vielbesprochenen Ranken der Ampelideen. An der Vegetationsspitze entstehen nach einander ohne Ende in spiraliger Reihenfolge Blattprimordium und Blüthenprimordium, in weiterer Entwickelung strecken sich aber die Internodien zwischen diesen Paarlingen sehr bedeutend, während dieselben (ein Blatt und eine Blüthe) auf derselben Höhe neben einander inserirt bleiben. Ein blühender Spross von Cabomba oder Brasenia ist also ein Monopodium, welches von einem solchen der Nymphaea durch seine gestreckten, dünnen Internodien verschieden ist. Man kann aber auch die Vorgänge an der Vegetationsspitze der Cabomba so beschreiben, wie es Warming für manche Vitisarten gemacht hat, dass nämlich die Vegetationsspitze sich theilt, einerseits die Vegetationsspitze des Fortsetzungssprosses, anderseits das des Blüthenprimordiums bildend. Die letzte Deutung entspricht ebenso wie die erste dem thatsächlichen Befund, wenn ich aber lieber die erste wähle, so geschieht es nur deswegen, weil im zweiten Falle die Bildung des Blattprimordiums auch als Theilung der Vegetationsspitze angesehen werden müsste. Dagegen war es mir auf keine

Weise möglich, im blühenden Sprosse der Cabomba sympodialen Aufbau zu entdecken. Wollte jemand in diesem Falle ein congenitales Sympodium sehen, so kann ich nicht nur Ergebnisse der Entwickelungsgeschichte entgegenstellen, sondern mit einem gewissen Rechte auch comparative Gründe von der verwandten Nymphaea zuziehen.

Zum Schluss möchte ich noch die Aufmerksamkeit des Lesers auf eine interessante morphologische Thatsache lenken. Jedem, der eine Vegetationsspitze einer Nymphaeaceae untersucht, wird die bedeutende Breite dieser sehr flach gewölbten, flachen oder auch vertieften „Vegetationsspitze" auffallen. Dabei stehen die sich bildenden Blatt- und Blüthenprimordien (wenigstens in jungen Stadien) in keiner Berührung mit einander, wie man sich leicht an Mikrotomschnitten überzeugen kann. Eine enorme Menge von Schleimhaaren trennt diese verschiedenen Anlagen von einander, dieselben mit weicher Hülle umgebend. Trotzdem die neugebildeten Höcker mit den früher gebildeten zunächst in gar keine Berührung kommen, ist ihre Lage doch mit fast geometrischer Bestimmtheit von vorne herein fixirt. Und weiter. Nuphar lutea oder advena hat ein rudimentäres Stützblatt, welches auf die Ausbildung der Kelchblätter im Sinne der Schwendener'schen mechanischen Juxtapositionstheorie gar keinen Einfluss üben kann. Nymphaea alba hat kein Deckblatt, die Entwickelung des ersten Kelchblattes entsteht also auch ohne mechanische Einwirkung der Contactkörper, oder anders ausgedrückt unter den Nymphaeaceen finden wir zahlreiche Beispiele jener Sprossungen ohne Anschluss, welchen Schwendener in seiner mechanischen Theorie der Blattstellungen, als „ausserhalb der Tragweite seiner Theorie liegenden", nur drei Zeilen gewidmet hat. Ich mache auf diese Erscheinung, die schon Schumann (l. c. 200) bemerkte, nur deswegen aufmerksam, weil bei Nymphaeaceen ohne Einwirkung der Contactkörper dieselben Stellungen der Organe resultiren, wie wir sie im Sinne der Juxtapositionstheorie als durch mechanisch, durch Anschluss „erklärte" betrachten; so entspricht z. B. die Stellung der Kelchblätter des Nuphar luteum mutatis mutandis der Lobeliaceen-Stellung, bei N. advena dem Falle g pag. 119 des Schwendener'schen Werkes; die Stellung bei Nymphaea entspricht der Blüthenhülle bei Carya u. s. w. Die Stellungen der Blätter, die wir anderswo im Sinne der Schwendener'schen Theorie als causal durch Contact erklärt zu betrachten geneigt waren, kommen hier in derselben Ausbildung zu Stande, obwohl die von der Theorie

verlangten mechanischen Ursachen, d. i. Contact, gar nicht vorhanden sind.

Wenn aber dieselben Stellungsverhältnisse der seitlichen Organe ebenso gut bei Vorhandensein des mechanischen Anschlusses und Contactes wie ohne dasselbe zu Stande kommen können, so ist das eine Erscheinung, die die Wahrscheinlichkeit der Juxtapositionstheorie als eines causalen Agens in unseren Augen bedeutend herabsetzt. Nicht nur Contact und Grösse der neu angelegten Organe bestimmen die Lage derselben; die Nymphaeaceen zeigen deutlich, dass die Primordien nicht an Stellen des Druckminimums entstehen, dass sich die Vegetationsspitzen nicht „wie halbplastische Masse verhalten, die alle Ecken ausgiesst" (Schumann p. 500), sondern in ihrem Wachsthum und in ihren Differenzirungen inneren, fest bestimmten Gesetzen folgen.

Ohne dieser Frage hier näher zu treten, bemerke ich noch, dass die alten Nymphaeaceen-Rhizome häufig Beispiele für die Richtigkeit der Annahme liefern, dass es Druckverhältnisse sind, die die spätere Lage der schon angelegten, in gegenseitigem Contacte stehenden Organe causal erklären. Was jedoch die erste Anlage der seitlichen Organe anbelangt, so entspricht zwar der thatsächliche Befund in vielen Fällen des Pflanzenreiches den Forderungen der Juxtapositionstheorie, dass die Neubildungen sich in die weiteste Lücke zwischen die schon vorhandenen Bildungen an den Vegetationskegeln einschieben, aber in diesen Fällen bringt uns die Theorie bloss ein Constatiren der Thatsachen, aber gar keine causale Erklärung derselben.

Verzeichniss der citirten Litteratur:

Arcangeli, in Nuovo Giorn. bot. italiano 1889, p. 122, 138, 286.

Baillon, Histoire des plantes. Monographie des Nymphaeacées. 1871.

Caspary, I. Nymphaeaceae in „Natürliche Pflanzenfamilien" III. Th. 2. Abth. 1891.

— — II. in Flora brasiliensis. Vol. IV pars II.

— — III. Nymphaeaceae a Frederico Welwitsch in Angola lectae in Jornal des sciencas mathematicas, physicas e naturaes. Lisboa 1873.

— — IV. Nymphaeaceae in Annales Musei bot. Lugd.-Batavi. Vol. II p. 241.

Dutailly, Sur le Nuphar luteum, Bull. mens. de la Soc. Linnéenne de Paris 1877. Nr. 14, 15.

Eichler, Blüthendiagramme.

Engler, Beiträge zur Kenntniss der Antherenbildung der Metaspermen. Berlin 1875.

Fischer, H., Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Breslau 1890.

Goebel, K., I. Pflanzenbiologische Schilderungen II. Theil. 1893.

Goebel, K., II. Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane.
— — III. Zur Entwickelungsgeschichte des unterständigen Fruchtknotens. Bot. Ztg. 1886.
Henfrey, A., On the Anatomy of the Stem of Victoria regia. Phil. Trar. 1852.
Payer, J., Traité d'organogénie comparée de la fleur.
Pfeiffer, Die Arillargebilde der Pflanzensamen. Leipzig 1891.
Raciborski, Zur Morphologie des Zellkernes der keimenden Samen. 1893.
Schrenk, J., On the Histology of the vegetative Organs of Brasenia pectata. Pursh. (Torrey Bot. Club. 1888.)
Schumann, K., Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss. 1890.
Seidel, C., Zur Entwickelungsgeschichte der Victoria regia. Nova Acta. 1869.
Strasburger, E., Die Angiospermen und die Gymnospermen. 1879.
Trécul, A., II. Études anatomiques et organogéniques sur la Victoria regia etc. 1852.
— — II. Recherches sur la Structure et le développement du Nuphar lutea. Ann. sc. nat. III. Sér. IV. Band.
Treviranus, L. C., Observationes circa germinationem in Nymphaea et Euryale. Abh. d. II. Classe d. k. Akad. d. Wissensch. V. Bd. II. Abth.
Weberbauer, A., Ueber die fossilen Nymphaeaceen-Gattungen Holopleura und Cratopleura und ihre Beziehungen zu der recenten Gattung Brasenia. Ber. d. d. b. G. 1893. p. 366.